УДК 598.816:591.177

# К МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНОМУ АНАЛИЗУ ШЕИ ВОРОНЫ СЕРОЙ (*CORVUS CORNIX* L.)

**М. Ф. Попова**

(Одесский государственный университет)

Среди многочисленных морфо-функциональных исследований птиц совершенно отсутствуют работы, посвященные функциональному анализу особенностей костно-мышечной системы шеи. Данное сообщение и является попыткой подвергнуть функциональному анализу изученные особенности костно-мышечных образований головы и шеи вороны серой (*Corvus cornix* L.). Представитель сем. вороновых (Corvidae) — ворона серая избрана в качестве объекта исследования как малоспециализированный вид. Шея ее сохраняет исходные («предковые» в понимании Майра, 1971) признаки, являясь как бы эталоном, анализ которого позволяет понять особенности костно-мышечных образований у более специализированных групп птиц.

Для понимания функциональных особенностей шеи следует кратко познакомиться со строением позвонков, связок и мышц. Эти сведения представляют и самостоятельный интерес, т. к. приводятся впервые. При описании анатомических структур в основу терминологии была положена международная анатомическая номенклатура (1970). Однако для ряда образований (особенно мышц) такой единой номенклатуры нет, поэтому мы использовали наиболее распространенную в зоологической литературе терминологию, заимствованную из работ Боаçа (Boas, 1929), Куроды (Kuroda, 1962), Джорджа и Бергера (George a. Berger, 1966).

## Строение шеи

Шея вороны серой состоит из 14 позвонков и по подвижности суставов разделяется на краниальный, срединный и каудальный отделы. Суставы каудального и краниального отделов сгибаются только в вентральном направлении, а срединного — только в дорсальном. При движениях в противоположной плоскости позвонки образуют неподвижную прямую линию. Связки (lig. interspinale) в виде коротких эластичных тяжей расположены между остистыми отростками 2—5-го и 11—14-го позвонков.

В шейной мускулатуре вороны серой имеется полный (15) набор мышц. M. complexus — это два плоских пучка, отходящих от нижних суставных отростков 3—5-го позвонков. Поверхностно сухожилизированный пласт фиксируется на гребне затылочной кости. M. biventer cervicis состоит из длинного (от 8-го до 5-го позвонка) и короткого (от 2-го позвонка до черепа) мускульных брюшек, соединенных сухожилием (от 2-го до 4-го позвонка). Короткие пласты m. splenius capitis отходят от остистого отростка 2-го позвонка и фиксируются на затылочном гребне. Очень тонкий поверхностно сухожилизированный m. splenius accesorius отходит от остистого отростка 2-го позвонка и фиксируется на атласе. Вентро-латеральный пласт m. rectus capitis lateralis отходит тремя зубцами от вентральных гребней 2—4-го позвонков и фиксируется на

затылочном гребне. Монолитный пласт m. rectus capitis ventralis отходит от вентральных гребней 2—5-го и сублатерального отростка * 6-го позвонка и фиксируется на основной затылочной кости. M. rectus capitis superior состоит из четырех (трех одиночных и одного двойного) пучков. Одиночные пучки расположены между сублатеральными отростками 5—7-го позвонков и рудиментарными ребрами 1—3-го позвонков, срастаясь с m. longus colli и друг с другом. Двойной пучок отходит тремя зубцами от боковых поверхностей 3—5-го позвонков и фиксируется на основной затылочной кости. M. longus colli разделяется на pars anterior, pars longus и pars posterior. Плоские пучки pars anterior отходят от 14-го позвонка и фиксируются на рудиментарных ребрах 10-го и 11-го позвонков. Мощная мускульная масса pars longus расположена краниально от pars anterior. Она отходит от сублатеральных гребней 7—14-го позвонков и расщепляется на окаймленные сухожилиями пучки, которые фиксируются на рудиментарных ребрах 5—9-го позвонков. Pars posterior отходит от сублатеральных отростков 5-го и 6-го позвонков и разделяется на внутренний и наружный пучки. Наружный пучок фиксируется на рудиментарных ребрах 3-го позвонка, а внутренний, медиальный, — раздваивается. Одна часть его фиксируется на вентральных отростках 2-го и 3-го позвонков, срастаясь с m. rectus capitis superior и m. flexor colli profundus, а другая — на рудиментарных ребрах 4-го позвонка. Три пары плоских пучков m. obliquo-cristalis расположены между zygapophysis и остистыми отростками 3—5-го позвонков. Мускул описан впервые. M. flexor colli profundus состоит из трех парных пучков. Они отходят сухожилиями от сублатеральных отростков 6—4-го позвонков и фиксируются на остистых отростках 2—4-го позвонков, срастаясь с m. longus colli. M. spinalis cervicis разделен на pars anterior, pars longus и pars posterior. Pars anterior отходит от остистых отростков 13-го и 14-го позвонков и расщепляется на шесть пучков, срастающихся с m. ascendes cervicis на 8—13-м позвонках. Краниально она переходит в pars longus, расположенную над 6—10-м позвонками, и pars posterior — над 2—5-м позвонками. Сухожильная pars posterior сращена с пятью пучками m. splenius colli на 3—7-м позвонках. Веретеновидные сросшиеся пучки m. ascendes cervicis расположены между поперечными отростками и гребнями на дорсальной поверхности позвонков вдоль всей шеи, доходя до 3-го позвонка. M. intercristalis сосредоточены между гребнями на дорсальной поверхности 5—10-го позвонков. Четыре лентовидных одиночных пучка m. pygmaeus расположены между остистыми отростками и гребнями на дорсальной поверхности 6—11-го позвонков. Плоские поверхностно сухожилизированные пласты m. intertransversus расположены между поперечными отростками всех шейных позвонков.

## Функциональный анализ действия мышц, приводящих в движение голову

Сустав между затылочным мыщелком и атласом приводится в движение разгибателями m. complexus, m. splenius capitis и сгибателями m. rectus capitis ventralis, m. rectus capitis lateralis, m. rectus capitis superior. При сокращении мышц возникает вращающий момент $M=Fh$, где $F$ — сила сокращения мышцы, $h$ — длина плеча рычага, на который действует мышца, причем величина силы $F$ обратно пропорциональна величине $h$.

* Сублатеральный отросток в виде самостоятельного окостенения формируется на краниальном конце вентральной поверхности тела позвонка в срединном и каудальном отделах.

Проследим, как эта закономерность проявляется при работе мышц (рис. 1). При сокращении мышц возникает сила F, которая при разложении ее на составляющие, дает $F_1$ и $F_2$. Сила разгибателей направлена вверх и должна противодействовать силе тяжести головы. Сила $F_1$, разгибая сустав, оттягивает голову назад. Если рычаг h достаточно велик, что определяется высотой черепа, то мускул работает в выгодных

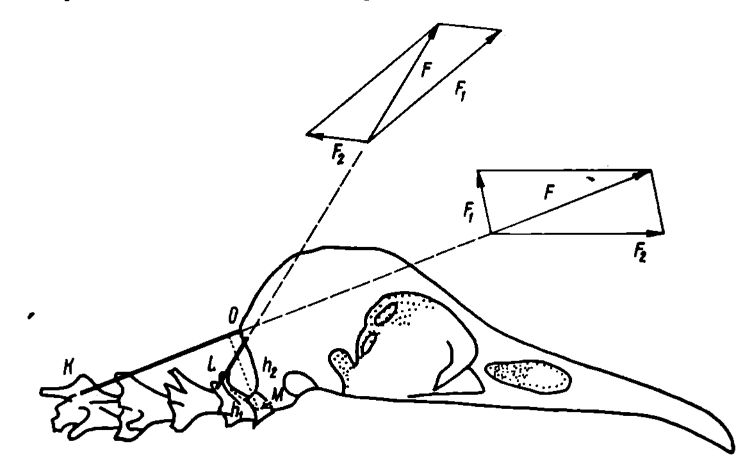



Рис. 1. Схема работы разгибателей головы:
*KO* — m. complexus; *OL* — m. splenius capitis; *O* — точка приложения сил на черепе; *M* — точка вращения сустава; $h_1$, $h_2$ — рычаги, на которые действуют силы мышцы; *F*, $F_1$, $F_2$ — сила, сокращающая мышцу, и ее составляющие.

условиях. Для m. complexus это очень важно, т. к. он сравнительно тонок и его мускульные волокна направлены параллельно сухожилию. Как известно (Александер, 1970), такие мускулы развивают незначительную силу и потому расположены дальше от точки вращения сустава. M. splenius capitis находится близко от точки вращения сустава. Он толстый и имеет перистую структуру. В перистой мышце больше коротких волокон, расположенных под углом к сухожилию. При сокращении ее сухожилие перемещается на незначительное расстояние, но тянет с большей силой (Александер, 1970).

Величина силы ($F_1$ и $F_2$), с которой действует сгибатель, зависит не только от близости к черепу мышц, участвующих в движении, но и от количества пучков, участвующих в движении (рис. 2). При сокращении дистальных пучков сила $F_2$, сгибающая сустав и опускающая голову, значительно меньше. Наблюдается проигрыш в силе (и как следствие этого — утолщение пучков), но выигрыш в скорости. В эксперименте дистальные пучки опускают голову быстрее, чем проксимальные.

Обеспечивающая повороты головы сила $F_1$ незначительна при сокращении m. rectus capitis ventralis, увеличивается при сокращении дистальных пучков m. rectus capitis superior и достигает максимума при сокращении m. rectus capitis lateralis. Этот вывод подтверждают и острые эксперименты.

### Функциональный анализ действия длинного сгибателя шеи

Пучки pars posterior смещены к суставам краниального отдела. Силы, сокращающие их, приложены к коротким рычагам и под небольшими углами к продольной оси позвонков. В связи с этим вырабатываются своеобразные приспособления, компенсирующие невыгодное рас-

положение пучков. К ним относится увеличение рычага и угла прикрепления мышцы путем удлинения сублатериальных отростков, развития мускульных пластов «местного» действия и сращения их с пучками m. rectus capitis superior. Схема действия всех пучков pars posterior сходна, поэтому рассмотрим работу пучка, сгибающего сустав 3-го и

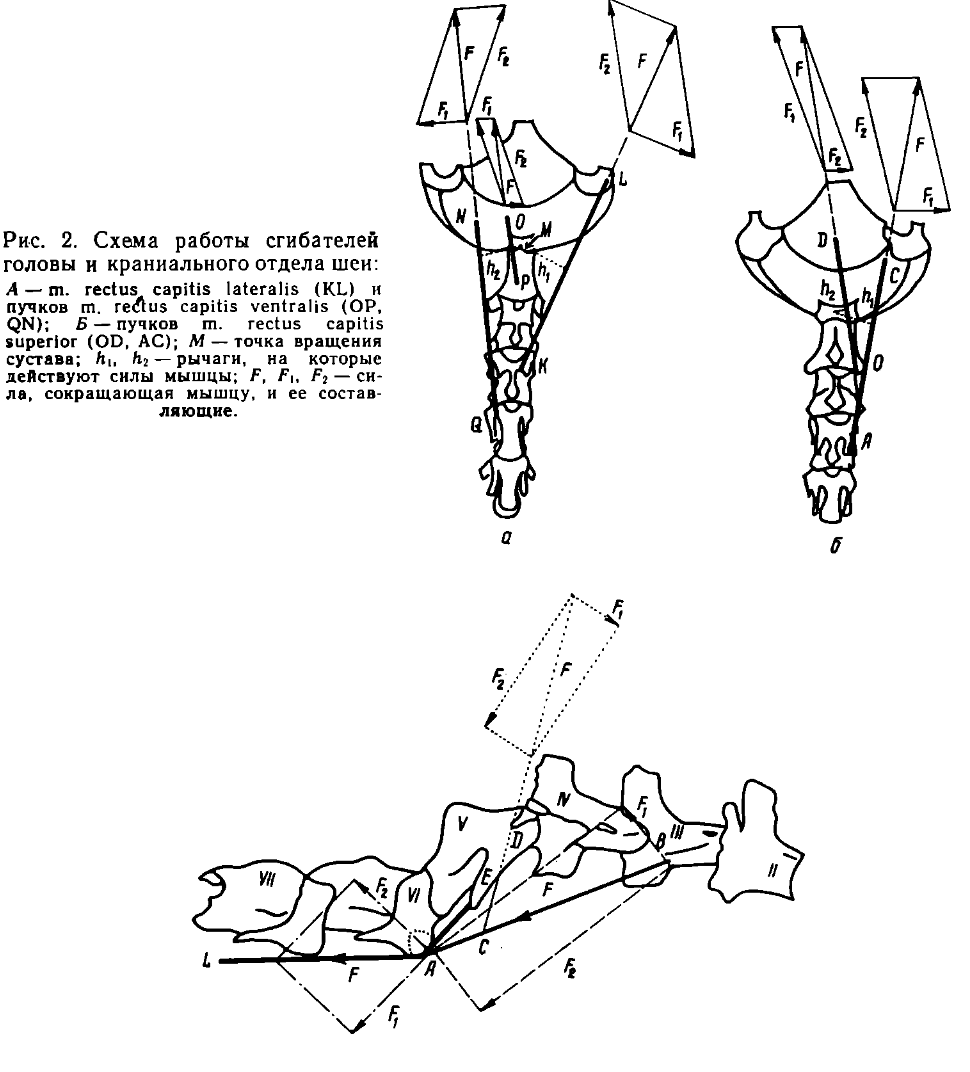



Рис. 2. Схема работы сгибателей головы и краниального отдела шеи:
*А* — m. rectus capitis lateralis (KL) и пучков m. rectus capitis ventralis (OP, QN); *Б* — пучков m. rectus capitis superior (OD, AC); *M* — точка вращения сустава; $h_1$, $h_2$ — рычаги, на которые действуют силы мышцы; *F*, $F_1$, $F_2$ — сила, сокращающая мышцу, и ее составляющие.

Рис. 3. Схема действия длинного сгибателя шеи:
*AO*, *AE* — пучки pars posterior m. longus colli; *KB* — pars anterior m. longus colli; *O*, *Q* — точки вращения суставов; *h*, $h_1$ — рычаги, на которые действуют силы мышцы; *F*, $F_1$, $F_2$ — сила, сокращающая мышцу, и ее составляющие.

4-го позвонков (рис. 3). Суммарное действие его складывается из усилий самого пучка и «местного» пласта-фиксатора. При сокращении пучка pars posterior возникают силы $F_2$, сгибающая сустав, и $F_1$, прижимающая сухожилие пучка к сублатеральному отростку. При сокращении «местного» пласта-фиксатора возникают свои силы $F_1$ и $F_2$, несколько меньшие по значению. Суммарное действие этих сил обеспечивает эффективное сгибание сустава 3-го и 4-го позвонков и стабильное положе-

ние сухожилия на сублатеральном отростке. К усилиям этого и других пучков pars posterior m. longus colli присоединяются силы сокращения срастающихся с ними m. rectus capitis superior, m. rectus capitis ventralis, m. flexor colli profundus. Свободное и интенсивное сгибание суставов краниального отдела шеи важно в жизни птицы: при добывании пищи, постройке гнезд, оценке кормовой территории с воздуха, выкармливании птенцов и т. д.

Работа пучков pars longus, выпрямляющих суставы 5—9-го позвонков определяется, наряду с другими факторами, и различной подвижностью суставов. В качестве примера рассмотрим действие мускульного пучка, выпрямляющего очень подвижный сустав 5-го и 6-го позвонков, расположенный на стыке срединного и краниального отделов. Сила сокращения мускульного пучка приложена к рудиментарным ребрам 5-го позвонка. Разложив ее, мы получаем $F_1$, идущую по касательной к блоку вращения, и $F_2$, направленную перпендикулярно к нему (в данном случае направления силы и оси вращения совпадают). Сила $F_2$ прижимает сухожилие к блоку вращения (сублатеральному отростку 6-го позвонка) и препятствует отрыву его в момент движения. Сила $F_1$ разгибает сустав, т. е. толкает 5-й позвонок, а вместе с ним и весь краниальный отдел шеи вперед. Величина этих сил зависит не только от длины рычага (которая в данном случае постоянна и равна радиусу вращения), но и от величины угла, образованного продольными осями позвонков. В начале движения, когда 5-й позвонок только выводится из разогнутого положения и угол острый, сила тяги должна быть велика. По мере увеличения угла до тупого возникает очень вытянутый параллелограмм сил с очень малой величиной силы $F_1$. Подобная особенность сустава позволяет осуществить выталкивание краниального отдела шеи и головы в момент схватывания пищи относительно слабыми усилиями мышц.

### Функциональный анализ действия мышц-разгибателей

Графически изобразив силы, возникающие при сокращении пучков pars anterior m. spinalis cervicis, мы получим векторное поле, состоящее из параллельно направленных сил $F_2$ и $F_1$ (рис. 4). К усилиям m. spinalis cervicis присоединяются силы, сокращающие m. ascendes cer-

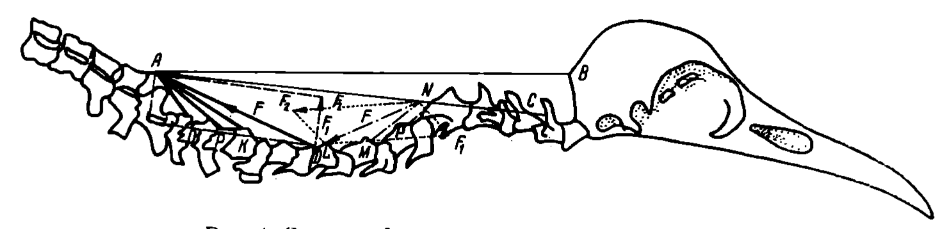



Рис. 4. Схема действия длинного разгибателя шеи:
*AD, AK, AP, AO* — пучки pars anterior m. spinalis cervicis; *AB* — m. biventer cervicis; *AC* — m. spinalis cervicis; *NL, NM, NP* — пучки m. splenius colli; *F, $F_1$, $F_2$* — сила, сокращающая мышцу, и ее составляющие.

vicis, m. pygmaeus, m. intercristalis, m. splenius colli. Пучки их, тесно прилегающие к телам позвонков, действуют на очень короткие рычаги. Поэтому вектор силы $F_1$ ничтожен, а $F_2$ максимален. Сложив полученные силы всех разгибателей, получаем силы $F_z$ и $F_x$, обеспечивающие интенсивные разгибательные движения в суставах срединного отдела и поддержку основания шеи в полете.

Весьма своеобразна работа пучков m. splenius colli, разгибающих сустав 5-го и 6-го позвонков и подтягивающих краниальный отдел шеи

и голову к корпусу в момент схватывания добычи. При сокращении пучка m. splenius colli к сочленовным отросткам 5-го позвонка прилагается сила $F_1$, прижимающая сухожилие m. spinalis cervicis. Значительно большая сила $F_2$ оттягивает 5-й позвонок назад, разгибая сустав. Величина этой силы определяется, наряду с другими факторами, и величиной угла, образованного продольными осями позвонков. Тогда по формуле $F_1 = \frac{F}{F_2}$ вычислим величину силы $F_1$. Уменьшение силы $F_1$ вполне объяснимо, ибо для удержания сухожилия требуется меньшее усилие, чем для разгибания сустава. В этом случае наблюдается проигрыш в силе, что влечет за собой утолщение пучка m. splenius colli, и выигрыш в скорости. Но этот выигрыш не настолько велик, чтобы обусловить чрезмерное утолщение пучка, характерное для цапель (Ardeidae), змеешеек (Anhinginae) или пеликанов (Pelecanidae). Таково действие шейных мышц при добывании пищи.

Роль шейных мышц в полете определяется летными качествами вороны серой (Штегман, 1954) и необходимостью приносить корм птенцам (Эйгелис, Некрасов, 1967). Приспособления, поддерживающие шею в полете, сравнительно просты. Это длинные тяжи сухожилий m. biventer cervicis и мускульная лента pars longus m. spinalis cervicis. Одиночные пучки m. pygmaeus образуют простую, не ветвящуюся систему. Таковы наиболее общие функциональные особенности шеи вороны серой.

Описанная схема строения шеи вороны серой претерпевает различные преобразования у других видов птиц. На основе анализа строения шеи 62 видов, принадлежащих к 13 отрядам, мы можем утверждать, что у 40 видов восьми отрядов (трубконосые — Procellariiformes, пластинчатоклювые — Anseriformes, хищные — Falconiformes, журавлеобразные — Gruiformes, куриные — Galliformes, ржанкообразные — Charadriiformes, голубеобразные — Columbiformes, совы — Strigiformes). Особенности строения шеи сходны с таковыми вороны серой. У специализированных групп (гагары — Gaviiformes, поганки — Podicipediformes) наблюдается концентрация мышц в области головы, дифференцирование и усиление пучков pars longus m. longus colli и ослабление приспособлений, поддерживающих шею в полете. У веслоногих (Pelecaniformes) хорошо прослеживаются переходы от эталонной, сходной с шеей вороны серой, шеи фрегатов — Fregatidae (Kuroda, 1962) к шее более специализированных олушей (Sulidae), бакланов (Phalacrocoracidae), пеликанов (Pelecanidae) и змеешеек (Anhinginae). У аистообразных процесс перехода от эталонной шеи, сходной с шеей вороны серой, к формированию метательного аппарата прослеживается по линии ибисы (Threskiornithidae) — молотоглавы (Scopidae) — аисты (Ciconiidae) — цапли (Ardeidae). Но в отличие от веслоногих, переходных форм здесь нет. У ибисов, молотоглавов, аистов, наряду с рядом специфических признаков, сохраняется эталонное строение шеи. У цапель выработался специфический метательный аппарат и способность шеи складываться s-образно. Усложнение метательного аппарата шло по линии кваква (*Nyctiorax* Forst) — выпь большая (*Botaurus stellaris* L.) — белая цапля малая (*Egretta garzetta* L.) — желтая цапля (*Ardeola ralloides* Scop.) — белая цапля большая (*Egretta alba* L.) — цапля серая (*Ardea cinerea* L.) — цапля рыжая (*A. purpurea* L.) — малая выпь (*Ixobrychus minutus* L.). Сравнение метательного аппарата веслоногих и аистообразных свидетельствует о родстве и конвергентном развитии их, что подтверждает правоту П. П. Сушкина (Sushkin, 1912) и Фюрбрингера (Fürbringer, 1888).

## Выводы

Шея вороны серой в связи с отсутствием узкой специализации сохраняет исходный, примитивный план строения. Функциональный анализ действия шейных мышц свидетельствует о сочетании чисто механических закономерностей (длина плеча рычага, величина угла) действия сил с «принципом экономии». В одном случае, — при обеспечении жизненно важных функций (добывание пищи, постройка гнезд, выкармливание птенцов) — наблюдается проигрыш в силе (все пучки утолщены), но выигрыш в скорости. Одновременно мы отмечаем выработку различных приспособлений (увеличение длины рычага путем удлинения сублатеральных отростков, наличие «местных» пластов-фиксаторов, подвижность суставов только в одной плоскости и др.), позволяющих осуществить движение сравнительно слабыми усилиями мышц. У специализированных групп птиц (поганки, гагары, веслоногие) усиливается краниальный отдел шеи и ослабляются приспособления, поддерживающие шею в полете. У большинства аистообразных сохраняется сходный с вороной серой тип строения шеи. Только у цапель выработался специфический метательный аппарат и способность шеи складываться S-образно.

## ЛИТЕРАТУРА

Александер Р. 1970. Биомеханика. М.
Майер Э. 197. Принципы и методы зоологической систематики. М.
Международная анатомическая номенклатура. 1970. М.
Штегман Б. К. 1954. Особенности летных качеств вороновых птиц. Зоол. журн., т. XXXIII, в. 3.
Эйгелис Ю. К., Некрасов Б. В. 1957. Морфологические особенности ротовой полости врановых птиц, связанных с транспортировкой корма. Там же, т. XXXVI, в. 2.
Boas J. 1929. Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. Scr. Kgl. danske videnske selbskab. naturvid. og mathem., Afd. 9, raecke № 3. Amsterdam.
Fürbinger M. 1888. Untersuchungen zur Morphology und Systematic der Vögel. Amsterdam.
George A. a. Berger J. 1966. Avian myology. New York, London.
Kuroda N. 1962. On the cervical muscles of br birds. Yamaschina's Instit. Ornit. and Zool., v. III, № 3.
Sushkin P. 1912. Ontogenical transformation of the bill in the heron (Ardea cinerea). Proc. Zool. Soc., № 125.

Поступила 20.XII 1971 г.

## ON MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF *CORVUS CORNEX* L. NECK

**M. F. Popova**

(State Univtrsity, Odessa)

*Summary*

In order to investigate the biomechanical peculiarities of the bird's neck, the crow's neck was studies as a model. The method of biomechanical analysis was used for the first time. To understand the biomechanical peculiarities of the crow's neck during the fly and getting food, the author described the skeleton, ligaments and muscles. Some muscles are described for the first time.

A comparison made of the crow's neck with that of 62 species from 15 orders shows a similar structure in Galliformes, Procellariiformes, Cruiformes, Falconiformes, Columbiformes, Anseriformes.

The loons and grebes differ in conection with the aquatic life. Ciconiiformes and Steganopodes show a transition from the common constructions of the storks, ibises, *Scopus umbretta, Fregata* to «darting stroke» of the *Sula*, herons, *Pelecanus* and *Plotus*.